

河南淅川始新世核桃园组树鼩化石

童永生

(中国科学院古脊椎动物与古人类研究所)

关键词 河南淅川 核桃园组 树鼩类

内 容 提 要

本文记述了河南李官桥盆地始新世沉积物中找到的几颗单个牙齿,认为可归入攀鼩目(Scandentia)。根据新材料,推断树鼩类动物上臼齿次尖缺失并不是次生退化,而是原始性状。

1986年深秋,在河南淅川李官桥盆地的石皮沟出露的始新世核桃园组中筛选到一批小哺乳类化石,其中有几颗牙齿可认为是树鼩类化石。

现生树鼩类仅分布于亚洲的东南部,西起印度,东迄菲律宾群岛,北界在我国南部,南至爪哇。化石记录不多,只在最近几年才在印巴次大陆和我国西南的中新统中找到肯定的树鼩类化石(Chopra and Vasishat, 1979; Chopra, Kaul, and Vasishat, 1979; Jacobs, 1980; 邱铸鼎, 1986)。这些中新世化石地点分布范围倒与现生种类分布区十分接近。

本世纪,曾有一些欧洲、北美和亚洲第三纪哺乳类种类被疑为树鼩类,除少数化石存疑外,绝大部分已从攀鼩目中移出。淅川标本与这些种类比较,更加类似现生树鼩类的牙齿。所以尽管标本不多,有必要予以记述,以便共同剖析。

在记述中,得到邱铸鼎的热忱帮助,笔者在此表示感谢。文中插图由杨明婉绘制,特此致谢。

一、标本记述

攀鼩目 Scandentia Wagner, 1855

树鼩科 Tupaiidae Mivart, 1868

小始细尾鼩(新属、新种) *Eodendrogale parvum* gen. et sp. nov.

(图1)

正型标本 一近于完整的右 M^1 (IVPP. V 8500)。

归入标本 左 M^1 一颗 (V 8500.1), 右 M^3 一颗 (V 8500.2), 和两颗下臼齿跟座 (V 8500.3, 4)。

特征 M^1 比较短宽, 齿尖相对尖锐。原尖前、后稜夹角小; 前尖和后尖高, 各具发育

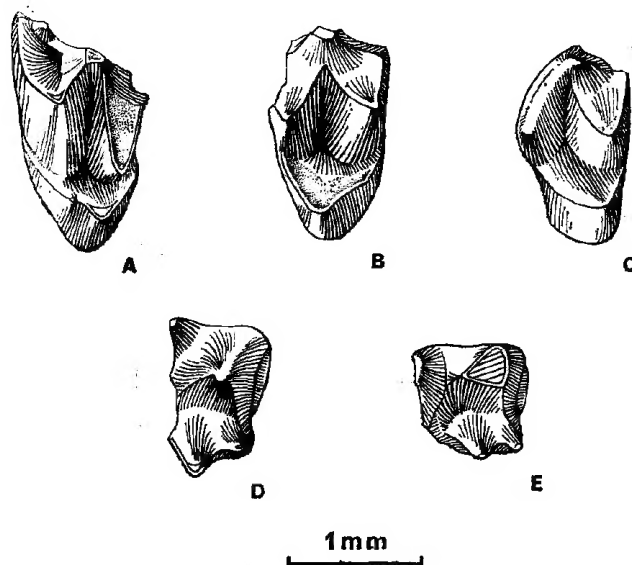


图1 小始细尾鼯 (*Eodendrogale parvum* gen. et sp. nov.) 上、下臼齿形态 A. 右 M^1 (V8500), B. 左 M^1 (8500.1), C. 右 M^3 (V8500.2), D、E, 右下臼齿跟座 (V8500.3, 4)

Fig. 1 Upper and lower molars of *Eodendrogale parvum* gen. et sp. nov. A. RM^1 (type, IVPP. V8500), B. LM^1 (V8500.1), C. RM^3 (V8500.3), D-E. talonids of right lower molars (V8500.4, 5)

的前、后稜, 形成浅而封闭的三角形凹; 无次尖, 小尖退化; 中附尖大但未完全分化成两个小尖, 在后附尖前方有一突起。 M^3 后尖后稜消失。

描述 M^1 短宽, 前、后尖舌位, 各具前、后稜, 形成 W 形外脊。原尖低, 也具前、后稜。前、后尖舌壁高陡, 从归入标本 V 8500.1 看, 后尖比前尖高大, 且位置靠外。后尖后稜长, 前稜短, 分别平缓地向后外方和前外方伸出, 形成向外倾斜的三角形凹面, 凹的外缘有一隆起, 位置在后附尖的前方, 与中附尖之间有浅而宽的凹缺, 使后尖三角形凹近于封闭。在标本中, 前尖部未能完好保存, 似乎也成类似的三角形凹。前、后尖之间的沟陡且深, 但不很宽阔, 向外伸达中附尖。中附尖发育, 前尖后稜和后尖前稜分别伸达它的前、后侧。中附尖虽然比较大, 但尚未完全分化成两个齿尖。三角凹 (trigon basin) 深、窄, 原尖凹的宽度不及牙齿宽的一半。原尖位置略偏前, 前稜短, 伸至前尖基部的前侧即尖灭, 后稜长, 向后外方伸出, 几达后附尖基部。原小尖和后小尖存在, 不甚发育。无次尖, 也无后内侧突出。

在 M^3 标本上前附尖部分已损坏, 牙齿比 M^1 更为短宽, 前尖保存部分与 M^1 相似, 后尖则退化, 后稜消失, 仅存加强的后尖前稜。原尖架比较短窄, 三角凹也较浅, 原尖后稜不像 M^1 的那样向后外方伸长, 终于后尖的后侧。原小尖和后小尖都不如前面的臼齿那样清楚。

归入这个种的下跟座都有宽大的跟凹。在跟座齿尖中, 下次尖最为粗壮, 下内尖次之, 下次小尖最小。斜脊向前内方渐降, 止于牙齿中轴唇侧, 下次沟 (hypoflexid) 不深。

下次尖伸向下次小尖的脊先向舌侧延伸,后又转向后内方,与靠近舌缘的下次小尖连结。下次小尖低小,在下内尖的后方,两尖之间有一凹缺,凹缺深浅有变化。下内尖比下次尖稍低,有下内尖稜伸向下后尖基部,使跟凹封闭。后齿带存在,从下次尖基部向下次小尖延伸,但没有到达下次小尖。

比较 Butler (1980) 在记述了树鼯类牙齿形态的原始和进步性状,以及与其他哺乳类牙齿比较以后,指出树鼯牙齿上几乎所有的进步性状都能在其他哺乳类中找到,只有这些特征的综合才是树鼯类牙齿的特征。也就是说树鼯类的牙齿形态不是以单一或几个独特的性状为特征,这就增加了鉴别上的困难。所以,过去曾将其他哺乳类牙齿误认为树鼯类也就不足为奇。

核桃园上臼齿标本初看像鼯鼠类(talpids),也与食虫的翼手类(insectivorous bats)、皮翼类(dermopteres)有些相似,甚至与某些有袋类的牙齿不易区分。但差异还是存在的。在鼯鼠类上臼齿上齿尖往往比较尖锐,前、后尖三角形凹深,或者说前、后尖唇壁相当陡峻,无外齿带。这些特征可将鼯鼠类与核桃园标本和其他树鼯类区别开来。食虫性的翼手类上臼齿具有深陡的前、后尖三角形凹,小尖一般退化,而皮翼类通常有发育小尖,与具有浅且封闭的前、后尖三角形凹,小尖小而清晰的树鼯类上臼齿不同。某些有袋类(如 didelphids)与树鼯类的上臼齿很相似,以致 Van Valen(1965)怀疑某些只根据一、二个单个牙齿鉴定为有袋类标本,最后有可能被证明是树鼯类,甚至是食虫类。然而,核桃园标本没有像有袋类上臼齿那样的宽外架(stylar shelf),有袋类上臼齿上也未见到像核桃园标本上那样深宽和延伸到牙齿外缘的前、后尖之间的沟。核桃园上臼齿横宽,前、后尖三角形凹浅,两尖之间的沟深宽并延至唇缘,中附尖发育,并有分化成两个小尖的趋势,小尖不大而清晰,具外齿带,有外架齿尖(stylar cusp)等特征的综合,使其可与树鼯类中树鼯亚科(Tupaiainae)成员的上臼齿相比较。

树鼯科中羽尾鼯亚科(Ptilocercinae)成员的上臼齿上,缺中附尖,前、后尖不呈V字形脊,与核桃园上臼齿形态不同。核桃园标本与树鼯亚科各已知属比较,由于缺少次尖,与大部份现生种类相区别,只与少数现生种和化石种相近。现生的小树鼯(*Tupaia minor*)、细尾鼯(*Dendrogale*)和中新世的西瓦立克古树鼯(*Palaeotupaia sivalicus*)、原细尾鼯(*Prodendrogale*)的上臼齿上是无次尖的。大多数树鼯亚科成员的中附尖分裂成两个小尖,在菲律宾树鼯(*Urogale*)的中附尖更特殊,成拱曲的脊,只有树鼯属(*Tupaia*)中一些种的中附尖不分化(如 *T. minor*, *T. gracilis* 等)。核桃园标本的中附尖大,前尖后稜和后尖前稜分别与中附尖前内侧和后内侧连接,显示出分化的趋势。这倒与古脊椎所保存的加里曼丹细尾鼯(*D. melanura*)头骨标本上的 M^1 相似。虽然核桃园标本已部分损坏,但看得出来上臼齿比较短宽,原尖前、后稜夹角小,使其形态更接近于现生的细尾鼯。但核桃园上臼齿的齿尖相对尖锐,前、后尖外壁比较高陡,与现生的细尾鼯和其他树鼯亚科成员不同。

归入这一种的两颗下跟座是与树鼯类下臼齿跟座相似,不易区别。但具有后齿带却与已知的树鼯类不同,因为现生的和中新世的树鼯类下臼齿都无后齿带。

以前,曾有一些早第三纪哺乳类标本归入或怀疑是树鼯类,经过多年的甄别,大部份已从树鼯类中迁出(见 Jacobs, 1980)。但还有一些尚有存疑,如欧洲古新一早始新世的

Adapisoriculus 和北美、欧洲古新世的 mixodectids。核桃园标本虽然不能解决这些种类的归属问题,但加强了怀疑程度。Van Valen (1965) 认为 *Adapisoriculus* 是一种树鼩类,随后又将其自成亚科归入树鼩科 (Van Valen, 1967)。Butler (1980) 则持怀疑态度。*Adapisoriculus* 上臼齿中附尖不大,前尖后稜和后尖前稜弱(在 ?*A. germanicus* 中尤弱),小尖明显,下臼齿斜脊伸向下后附尖,下次小尖的位置接近牙齿的中轴等特征明显地不同于核桃园标本和已知的树鼩类。

Tupaiaid-mixodectid 亲缘关系是 Szalay (1969) 首先提出,后来正式地将 Mixodectidae 归入攀鼩目 (Szalay, 1977)。而 Butler (1980) 认为 mixodectids 和树鼩类在牙齿上的相似性是平行发展的结果。不论以后的发现物是否能证实 Szalay 的设想,在上、下臼齿形态方面 mixodectids 是容易与核桃园标本和树鼩类分开的。McKenna (1960) 曾怀疑科罗拉多州早始新世地层中发现的一段附有 M_2 和 M_3 的下颌标本 (U. C. no. 44025) 是树鼩类,当然他的疑虑是有道理的。不过从其下前尖和下后尖大致等大,下内尖和下次尖等高来看,科罗拉多标本与已知的树鼩类不同,也与核桃园标本不同。

二、讨 论

如果核桃园种确是一种原始的树鼩类动物的话,这似乎可说明 *Dendrogale* 上臼齿无次尖并非是再一次退化的结果,而是一原始性状的保留。最近 Butler (1980) 和 Luckett (1980) 在讨论树鼩类亲缘关系时,都认为 *Dendrogale* 上臼齿缺少次尖是进步特征,是次生退化过程中的极端现象。虽然已知的化石证据不多,但现有的化石标本却不能支持 Butler 等的观点。我国云南禄丰中新世的 *Prodendrogale* 的上臼齿标本是无次尖的,印巴大陆三个中新世化石地点发现的树鼩标本中,至少有两个地点的树鼩类其上臼齿是无次尖的。也就是说,大部份中新世树鼩类的上臼齿不具次尖。现在始新世核桃园种的上臼齿也无次尖。已知化石材料表明,在中始新世、中新世都有上臼齿无次尖的树鼩类动物存在,那末现生细尾鼩上臼齿无次尖并不是次尖再一次退化的结果,而可以看做早期树鼩这一性状的保留。当然,Butler 等设想也可以进一步假设,即次尖退化出现在始新世之前,看来这种可能性不大。

事实上,现生树鼩类仍然保留了一些相当原始的性状,如 *Dendrogale* 和 *Ptilocercus* 都有双根的上犬齿,在已知的中新世树鼩类中上犬齿也是双根的。这是一原始性状,可追溯到某些中生代哺乳动物,如 *Kennalestes gobiensis* 等。在现生树鼩类中,无次尖的上臼齿的存在可能和双根的上犬齿一样可看做是原始性状的保留。

如果上述推断成立的话,那末 Butler 的牙齿近裔性状树状图 (Butler, 1980, Fig. 12), 和邱铸鼎的树鼩亚科各属的可能系统发育关系图 (邱铸鼎, 1986, 图 3) 需做适当调整。

与核桃园种在上臼齿上形态最为接近的细尾鼩 (*Dendrogale*) 在现生树鼩类中的位置相当特殊。Davis (1938) 通过解剖和对比,例举了 18 项原始性状,并设想 *Dendrogale* 是处于树鼩亚科和羽尾鼩亚科 (*Ptilocercinae*) 之间的某一个位置上。在 Luckett 的树鼩亚科特征分析图上所例举的九项性状 (Luckett, 1980, Fig. 7 和 Table 5), 在

Dendrogale 中全具有原始性。浙川标本的发现似乎也证实了这些学者的分析,但还不能肯定 Davis 所设想的那样,*Dendrogale* 趋于填补了羽尾鼯类和其他树鼯类之间隙。现在似乎可以设想,其他树鼯亚科成员是从 *Dendrogale* 状的原始树鼯类分化出来,而不是像 Butler (1980) 所想的那样,*Dendrogale* 是 *Tupaia* 支系的一个特化分枝。

核桃园种在上臼齿形态上与现生种如此相近,也反映了现生树鼯类的保守性。现生树鼯类的保守性还表现在盲肠的存在,胫、腓骨未愈合、颧弓完全、尺骨远端不退化等原始特征上。现生的无盲肠的食虫类 (lipotyphlous insectivores) 也是相当保守的,但盲肠已消失,在不同种类中或胫、腓骨愈合,或颧弓不完全,或尺骨远端退化。至少在这些方面无盲肠的食虫类不如树鼯类保守。而树鼯科中两亚科在牙齿形态上明显的差异,却反映了树鼯类也曾有较大分化。这一分化的历史目前还不清楚,但如果核桃园种确系树鼯类的话,不难推测树鼯类的分化应出现在中始新世之前。

可以设想,树鼯亚科和羽尾鼯亚科的祖先应具有双根的上犬齿, I_2 不增大,上臼齿上无次尖,下臼齿的下次小尖在后缘的中部。羽尾鼯类可认为是一早期分支,保留了双根的上犬齿,但前臼齿化;上臼齿有次尖,前、后尖锥状,接近唇缘,无中附尖;下次小尖犹如原始树鼯类; P_3 退化, I_2 增大。而早期的树鼯亚科动物仍有双根的上犬齿,无前臼齿化趋势;中附尖发育,与前、后尖一起形成W形外脊,无次尖,下次小尖内移至下内尖的后方。现在的 *Dendrogale* 保留了这些特征,其他树鼯亚科成员的上犬齿只有一个牙根, M^{1-2} 具次尖或程度不同的后内侧突出,前面牙齿简化。

(1988年2月8日收稿)

参 考 文 献

- 王应祥, 1987: 中国树鼯的分类研究。动物学研究, 8(3), 213—230。
- 邱铸鼎, 1986: 禄丰古猿地点的树鼯类化石。古脊椎动物学报, 24(4), 308—319。
- Butler, P. M., 1972: The problem of insectivore classification. in: Studies in Vertebrate Evolution, Joysey, K. A., and T. S. Kemp eds., Oliver and Boyd Publ., Edinburgh.
- , 1980: The Tupaiid Dentition. in: Comparative Biology and Relationships of Tree shrews, Luckett, W. P., ed., Plenum Press, New York and London.
- Chopra, S. R. K., and R. N. Vasishat, 1979: Sivalik fossil tree shrew from Haritalyangar, India. *Nature*, 281, 213—214.
- , S. Kaul, and R. N. Vasishat, 1979: Miocene tree shrews from the India Sivaliks. *Ibid.*, 214—215.
- Crochet, J.-Y., 1977: Les Didelphidae (Marsupicarnivora, Marsupialia) holarctiques Tertiaires. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 284(D), 357—360.
- , 1979: Diversité systématique des Didephidae (Marsupialia) Européens Tertiaires. *Geobios*, 12, 365—378.
- Davis, D. D., 1938: Notes on the anatomy of the treeshrew *Dendrogale*. *Zool. ser. Field Mus. Nat. Hist.*, 20 (30), 383—404.
- Jacobs, L. L., 1980: Siwalik fossil tree shrews. in: Comparative Biology and Evolutionary Relationships of tree shrew, Luckett, W. P., ed., **Plenum Press** New York and London.
- Krishtalka, L., 1976a: Early Tertiary Adapisoricidae and Erinaceidae (Mammalia, Insectivora) of North America. *Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 1, 1—40.
- , 1976b: North American Nyctitheriidae (Mammalia, Insectivora). *Ann. Carnegie Mus.*, 46, 7—28.
- , and R. M. West, 1977: Paleontology and Geology of the Bridger Formation, Southern Green River Basin, Southwestern Wyoming. Part 2, The Bridgerian insectivore *Entomolestes grangeri*. *Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus.*, 14, 1—11.

- , and R. K. Stucky, 1983: Paleocene and Eocene Marsupials of North America. *Ann. Carnegie Mus.*, 52(10), 229—263.
- Luckett, W. P., 1980: The suggested evolutionary relationships of tree shrews. in: Comparative Biology and Evolutionary Relationships of Tree Shrews, Luckett, W. P., ed., **Plenum Press**, New York and London.
- Lyon, N. W. Jr., 1913: Tree shrews: an account of the mammalian family Tupaiidae. *Proc. U. S. Nat. Hist. Mus.*, 45, 1—188.
- McDowell, S. B., 1958: The creater antillean insectivores. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 115(3), 117—214.
- McKenna, M. C., 1960: Fossil Mammalia of the Early Wasatchian Four Mile fauna, Eocene of Northwest Colorado. *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.*, 37(1), 1—130.
- , 1975: Toward a phylogenetic classification of the Mammalia, in: Phylogeny of the Primates, Luckett, W. P., and F. S. Szalay, eds., **Plenum Press**, New York and London.
- Novacek, M. J., 1982: Information for molecular studies from anatomical and fossil evidence on higher eutherian Phylogeny. in: **Macromolecular Sequences in Systematic and Evolutionary**, Goodman, M., ed., Plenum Publ. Co., New York.
- Robinson, P., 1968: Nyctitheriidae (Mammalia, Insectivora) from the Bridger Formation of Wyoming. *Univ. Wyoming Contr. Geol.*, 7, 179—189.
- Russell, D. E., 1964: les Mammifères Paléocènes D'Europe. *Mém. Mus. Natl. Hist. Nat.*, C13, 1—321.
- Simpson, G. G., 1931: A new insectivore from the Oligocene Ulan Gochu horizon of Mongolia. *Amer. Mus. Novitates*, 505, 1—22.
- Steele, D. G., 1973: Dental variability in the tree shrews (Tupaiidae). *Symp. 4th Intern. Cong. Primatol.*, 3, 154—179.
- Szalay, F. S., 1969: Mixodectidae, Microsyopidae, and the Insectivore-Primate transition. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 140(4), 195—330.
- , 1977: Phylogenetic relationships and a classification of the Eutherian Mammalia. in: Major Pattern in Vertebrate Evolution, Hecht, M. K., P. C. Goody, and B. M. Hecht, eds., Plenum Press, New York.
- Van Valen, L., 1965: Tree shrews, Primates and fossils. *Evolution*, 19(7), 137—151.
- , 1967: New Paleocene insectivores and insectivore classification. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 135(5), 221—284.
- West, R. M., 1974: New North American middle Eocene Nyctithere (Mammalia, Insectivora). *Jour. Pal.*, 48(5), 983—987.

FOSSIL TREE SHREWS FROM THE EOCENE HETAOYUAN FORMATION OF XICHUAN, HENAN

Tong Yongsheng

(Institute of Vertebrate Paleontology and Paleoanthropology, Academia Sinica)

Key words Xichuan, Henan; Hetaoyuan Formation; Tupaiidae

Summary

Knowledge of definite fossil treeshrews is still restricted to several Miocene localities of Indo-Pakistan subcontinent and China (Chopra, Kaul and Vasishat, 1979; Chopra and Vasishat, 1979; Jacobs, 1980; Qiu Zhuding, 1986). Some Paleogene taxa which were considered closely related to, or members of Tupaiidae have been removed from this family. However, a few isolated teeth close to the extant *Dendrogale* in dental characters were collected from the Eocene Hetaoyuan Formation of the Liguangqiao Basin by means of screen-washing technique in 1986. The purpose of this paper is to report the material.

Scandentia Wagner, 1855**Tupaïidae Mivart, 1868*****Eodendrogale parvum* gen. et sp. nov.**

Type A nearly complete RM^1 (IVPP. V8500).

Referred specimens A LM^1 (V8500.1), a RM^3 (V8500.2), and two talonids of lower molars (V8500.3,4).

Diagnosis M^1 transversely wide with relatively sharp cusps, acuter angle between anterior and posterior arms of protocone; no hypocone; paracone and metacone high, with developed anterior and posterior arms forming W-like ectoloph; mesostyle robust, but imperfectly divided; conules reduced; a small styler cusp present anterior to metastyle. Posterior arm of metacone on M^3 disappeared.

Remarks The dilambdodont upper molars from the Hetaoyuan Formation, at first glance, are easily confused with those of talpids, insectivorous bats, and some dermopteres, even it is difficult to distinguish them from those of some marsupials. The upper molars of talpids and insectivorous bats, however, generally possess high and precipitous buccal walls of paracone and metacone, but in the treeshrews and the Hetaoyuan specimens the walls gently decline buccally. Dermopteres usually have developed conules on the upper molars, which are indistinct in the treeshrews. The upper molars of some marsupials, especially didelphids, are similar to those of the treeshrews. Van Valen (1965) pointed out that some of the extinct species described as marsupials on the basis of one or a few molars may eventually prove to be tupaïids or even insectivores. In Central Asia, a marsupial-like upper molar from the Paleogene of Kazakstan of USSR has been reported. The Hetaoyuan upper molars are distinct from didelphid teeth in lacking wide styler shelf and in having a deep and broad groove between the paracone and metacone, which extends to the mesostyle.

The Hetaoyuan specimens are close to those of tupaïines, particularly comparable to the counterpart in *Dendrogale* in lacking hypocone. They can be distinguished from the latter by relatively sharp cusps and somewhat steeper walls of the paracone and metacone.

Butler (1980) and Luckett (1980) suggested that the absence of hypocone on the upper molars of *Dendrogale* is a derived character. The known fossil record, however, does not support the hypothesis. The upper molars from the two of three Miocene localities in Indo-Pakistan subcontinent are without a distinct hypocone, and the molars from Miocene of S. China also lack hypocone. The new material described here has no hypocone on the upper molars. It seems to prove that the absence of the hypocone on the upper molars is not a derived character, but a retention of primitive character for the treeshrews, as well as the presence of the double-rooted upper canine of *Dendrogale*, *Ptilocercus*, and other definite fossil species.